NEOTROPICAL
BIOLOGY AND CONSERVATION

Neotropical Biology and Conservation
14(4): 511–528 (2019)
doi: 10.3897/neotropical.14.e49079

RESEARCH ARTICLE

Características reprodutivas de peixes invasores no rio Paranapanema, bacia do alto rio Paraná, sul do Brasil

Reproductive characteristics of invasive fishes in the Paranapanema River, Upper Paraná River basin, southern Brazil

Diego Azevedo Zoccal Garcia[1], Ana Paula Vidotto-Magnoni[2], Mário Luís Orsi[1]

1 *Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia de Peixes e Invasões Biológicas, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina – UEL, Rodovia Celso Garcia Cid, CEP 86057-970, Londrina, PR, Brazil*

2 *Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina – UEL, Rodovia Celso Garcia Cid, CEP 86057-970, Londrina, PR, Brazil*

Corresponding author: *Diego Azevedo Zoccal Garcia* (diegoazgarcia@hotmail.com)

Academic editor: *A. M. Leal-Zanchet* | Received 3 April 2019 | Accepted 30 November 2019 | Published 18 December 2019

Citation: Garcia DAZ, Vidotto-Magnoni AP, Orsi ML (2019) Características reprodutivas de peixes invasores no rio Paranapanema, bacia do alto rio Paraná, sul do Brasil. Neotropical Biology and Conservation 14(4): 511–528. https://doi.org/10.3897/neotropical.14.e49079

Resumo

Estudos sobre biologia reprodutiva podem fornecer explicações sobre o sucesso na colonização de novas áreas, dado que características biológicas associadas às espécies invasoras podem conferir vantagem na invasão. Objetivamos avaliar variações de características reprodutivas de peixes invasores em lagoas e rios livres de barragens. Foram estudadas populações de *Serrasalmus marginatus*, *Loricariichthys platymetopon*, *Ossancora eigenmanni*, *Auchenipterus osteomystax* e *Trachelyopterus galeatus* em habitat lêntico (Lagoas 1 e 2) e lótico (rios Pirapozinho e Anhumas) durante as estações seca e chuvosa. Fêmeas predominaram na maioria das populações (χ^2, $\alpha < 0,05$). Fêmeas de *L. platymetopon* e *T. galeatus* apresentaram maior índice gonadossomático durante a estação chuvosa no rio Anhumas e na Lagoa 2, respectivamente (teste de Mann-Whitney, $\alpha < 0,05$). Populações de *S. marginatus*, *L. platymetopon*, *O. eigenmanni* e *T. galeatus* apresentaram atividade reprodutiva muito intensa na Lagoa

Copyright *Diego Azevedo Zoccal Garcia et al*. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

PENSOFT.

1. *Trachelyopterus galeatus* apresentou atividade reprodutiva muito intensa nas duas lagoas e no rio Pirapozinho. Enquanto algumas espécies exibem alto investimento reprodutivo, independentemente do tipo de habitat (*T. galeatus*), outras podem apresentar variações (*S. marginatus* e *L. platymetopon*). Fêmeas em maiores razões sexuais, alto investimento reprodutivo, cuidado parental, fertilização interna e desova parcelada podem ser características que favorecem o estabelecimento na área receptora. *Serrasalmus marginatus* e *L. platymetopon* apresentam estratégia de história de vida intermediária Equíbrio/Sazonal e Equilíbrio, respectivamente, enquanto *A. osteomystax* e *T. galeatus* apresentam estratégia Sazonal. Por apresentarem indivíduos que se dispersam, sobrevivem e se reproduzem em diferentes tipos de habitat, essas espécies possuem extensa área de ocorrência e invadiram com sucesso a bacia do alto rio Paraná. Portanto, são necessárias ações que controlem as populações e minimizem seus impactos.

Abstract

Studies on reproductive biology can provide explanations for successful colonization of new areas, as biological characteristics associated with invasive species may confer advantage on invasion. We aimed at evaluating variations of reproductive characteristics of invasive fishes in lagoons and free-from-dam rivers. Populations of *Serrasalmus marginatus*, *Loricariichthys platymetopon*, *Ossancora eigenmanni*, *Auchenipterus osteomystax* and *Trachelyopterus galeatus* were studied in lentic (Lagoons 1 and 2) and lotic habitats (Pirapozinho and Anhumas rivers) during dry and wet seasons. Females predominated in most populations (χ^2, $\alpha < 0.05$). Females of *L. platymetopon* and *T. galeatus* presented higher gonadosomatic index during the wet season in the Anhumas River and Lagoon 2, respectively (Mann-Whitney test, $\alpha < 0.05$). Populations of *S. marginatus*, *L. platymetopon*, *O. eigenmanni*, and *T. galeatus* showed very intense reproductive activity in Lagoon 1. *Trachelyopterus galeatus* showed very intense reproductive activity in the two lagoons and the Pirapozinho River. While some species exhibit high reproductive investment, regardless of habitat type (*T. galeatus*), others may present variations (*S. marginatus* and *L. platymetopon*). Females with higher sex ratios, high reproductive investment, parental care, internal fertilization and split spawning may be features that favor establishment in the recipient area. *Serrasalmus marginatus* and *L. platymetopon* have Equilibrium/Seasonal and Equilibrium life history strategy, respectively, while *A. osteomystax* e *T. galeatus* have Seasonal strategy. Due to the presence of individuals that are dispersed, survive and reproduce in different habitat types, these species have an extensive area of occurrence and have successfully invaded the Upper Paraná River basin. Therefore, actions are needed to control populations and minimize their impacts.

Palavras-chave

América do Sul, barragem, espécie não nativa, invasão biológica, recrutamento

Keywords

biological invasion, dam, non-native species, recruitment, South America

Introdução

Os ecossistemas de água doce estão entre os mais ameaçados no mundo (Gozlan 2009; Olden et al. 2010). A modificação de rios por atividades antropogênicas (Nilsson et al. 2005; Liermann et al. 2012) aliada à intensificação na mobilidade humana facilita a transferência de espécies e contribui para a crise da biodiversidade (Clave-

ro e García-Berthou 2005; Vitule et al. 2009; Wilson et al. 2009). A introdução de espécies é uma das principais ameaças à biodiversidade e intensificou-se nos últimos anos (Leprieur et al. 2008; Gozlan et al. 2010; Seebens et al. 2017). Em reservatórios brasileiros, os principais vetores da introdução de peixes não nativos são escapes de pisciculturas, pesca, e soltura de peixes ornamentais por aquaristas (Agostinho et al. 2007; Vitule 2009; Ortega et al. 2015). Além disso, o alagamento promovido por barragens pode eliminar barreiras geográficas naturais e conectar diferentes províncias ictiofaunísticas (Júlio Júnior et al. 2009; Vitule et al. 2012).

Muitas espécies introduzidas que se tornam invasoras têm a capacidade de tolerar condições e características de ambientes diferentes (Williamson e Fitter 1996; Marchetti et al. 2004a; Gutierre et al. 2014). Enquanto muitas espécies não se tornam invasoras, outras têm maior potencial para invadir (Olden et al. 2006; Simberloff e Rejmánek 2011).

Características reprodutivas associadas às relações biológicas e ecológicas entre as espécies e os ambientes podem auxiliar no entendimento do sucesso das invasões. Assim, o conhecimento da história de vida das espécies em relação à reprodução, o crescimento, e a manutenção de população viável é importante para prever o sucesso e o impacto de novas invasões (Moyle e Marchetti 2006). Apesar da atenção que as espécies invasoras recebem, poucos dados sobre variações nas características reprodutivas estão disponíveis (Sakai et al. 2001; Peterson et al. 2004; García-Berthou 2007). Desse modo, torna-se importante avaliar as características reprodutivas de espécies não nativas sob diferentes condições ambientais dentro da área invadida.

A construção de barragens hidrelétricas produz grandes reservatórios, considerados importantes facilitadores e vetores de introdução de espécies (Johnson et al. 2008). Um exemplo está no rio Paraná, onde a construção do reservatório de Itaipu inundou a barreira geográfica dos Saltos de Sete Quedas e permitiu o movimento de algumas espécies de peixes, resultando em uma invasão massiva do baixo para o alto da bacia do rio Paraná. Após esse evento, mais de 30 espécies de peixes colonizaram a planície de inundação do alto rio Paraná e alguns de seus afluentes (Júlio Júnior et al. 2009; Vitule et al. 2012), com o rio Paranapanema. Algumas espécies se tornaram abundantes e invadiram com sucesso a nova bacia (Bailly et al. 2011; Tonella et al. 2018), sendo a maioria de pequeno e médio porte.

Assim, no presente trabalho, foi testada a hipótese de que peixes não nativos variam seu investimento reprodutivo entre diferentes tipos de habitat. Para tanto, objetivamos avaliar características reprodutivas de cinco espécies de peixes não nativos em habitat lêntico (lagoas) e lótico (rios livres de barragens) na bacia do rio Paranapanema, sul do Brasil. As espécies estudadas foram: a piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1837 (Serrasalmidae, médio porte), o cascudo-chinelo *Loricariichthys platymetopon* Isbrücker & Nijssen, 1979 (Loricariidae, médio porte), o armado *Ossancora eigenmanni* (Boulenger, 1895) (Doradidae, pequeno porte) e os bagres palmitinho *Auchenipterus osteomystax* (Miranda-Ribeiro, 1918) e cangati *Trachelyopterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Auchenipteridae, ambas de médio porte).

Material e métodos

Área de estudo

O rio Paranapanema é um dos maiores afluentes da Ecorregião do alto rio Paraná (Abell et al. 2008), no sul do Brasil, e sua bacia hidrográfica localiza-se entre as coordenadas 22-26°S e 47 a 54°W. Suas nascentes estão no Planalto Atlântico (município de Capão Bonito, estado de São Paulo). O rio percorre 930 km para oeste e seu desnível é de 900 m até o rio Paraná. Essa variação de altitude é importante, pois permitiu a construção de 11 hidrelétricas que alteraram o curso do rio para uma série de trechos lênticos e lóticos.

Os locais de estudo foram selecionados para representar esses ambientes lênticos e lóticos dentro do rio Paranapanema (Figura 1). Lagoa 1 e Lagoa 2 (denominadas L1 e L2, respectivamente) foram formadas durante o enchimento do reservatório de Rosana e estão localizadas em suas margens. Ambas as lagoas têm conexão direta e permanente com o canal principal do rio. Os ambientes lóticos selecionados foram os rios Pirapozinho e Anhumas (denominados PZ e AN, respectivamente). Os rios Pirapozinho e Anhumas são afluentes do rio Paranapanema, livres de barragens e fluem diretamente para os reservatórios de Rosana e Taquaruçu, respectivamente (Tabela 1).

Amostragem

Os peixes foram capturados durante as estações seca (julho e setembro de 2014 e 2015) e chuvosa (janeiro e março de 2015 e 2016). Foram utilizadas 14 redes de emalhar (malhas de 2 a 14 cm entre nós opostos), com 1.000 m^2 de rede por local. As redes foram dispostas ao pôr-do-sol e removidas na manhã seguinte, com aproximadamente 12 horas de exposição. Os espécimes foram anestesiados por imersão em solução aquosa com óleo de cravo (Comitê de Ética Animal da Universidade Estadual de Londrina n. 30992.2014.33). Após esse procedimento, os peixes foram fixados com 10% de formalina tamponada com carbonato de cálcio por 48 horas.

Em laboratório, os espécimes foram transferidos para etanol a 70% e identificados por meio de literatura especializada (Britski et al. 2007; Graça e Pavanelli 2007) e por especialista do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (Dr. F. C. Jerep). Os peixes foram agrupados de acordo com suas estratégias reprodutivas: não migradora (NM), não realiza migração reprodutiva; migradora de curta distância (MCD), migra menos que 100 km; migradora de longa distância (MLD), migra mais de 100 km; fertilização externa (FE); fertilização interna (FI); cuidado parental (CP); sem cuidado parental (SCP), pais não tomam conta da prole (Agostinho et al. 2003). As estratégias de história de vida dos peixes foram baseadas em Winemiller e Rose (1992): Equilíbrio (E), Sazonal (S), Oportunística (O), e intermediário entre elas, quando a espécie apresenta fatores associados a diferentes estratégias de história de vida. Os peixes foram então medidos (comprimento pa-

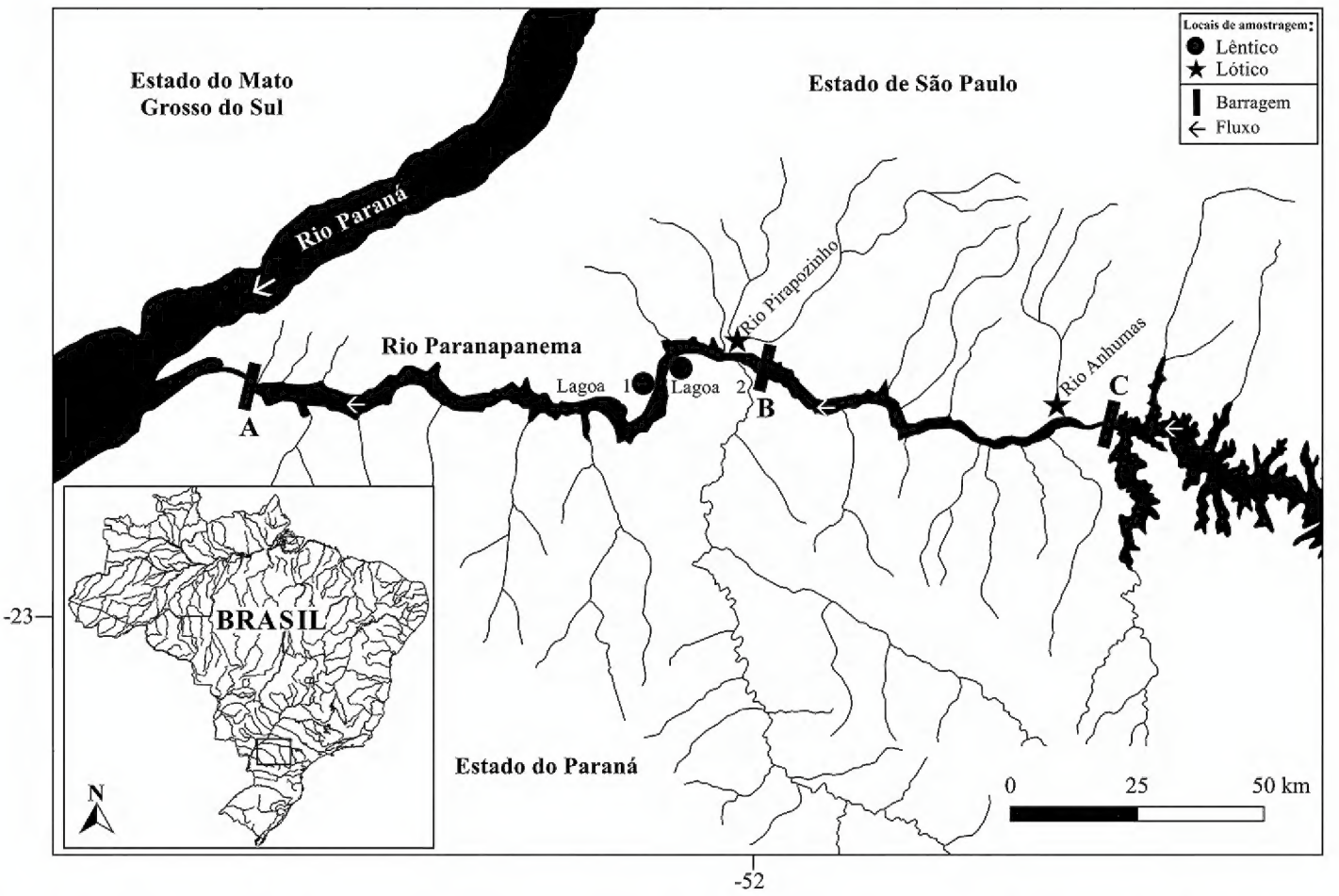

Figura 1. Mapa dos locais de amostragem da bacia do rio Paranapanema, sul do Brasil. A: barragem de Rosana; B: barragem de Taquaruçu; C: barragem de Capivara

Tabela 1. Caracterização dos locais de amostragem na bacia do rio Paranapanema, sul do Brasil.

Local	Coordenadas	Habitat	Diâmetro/ Largura (m)	Profundidade (m)	Fluxo médio ($m\ s^{-1}$)	Vegetação ripária	Ocupação das margens
Lagoa 1 (L1)	22°38'04,52"S, 52°09'40,86"O	Lêntico	143,7	2,63	0	Presente	–
Lagoa 2 (L2)	22°36'42,27"S, 52°09'31,81"O	Lêntico	138,9	2,27	0	Ausente	Pastagem
Rio Pirapozinho (PZ)	22°32'01,11"S, 52°01'38,29"O	Lótico	20,7	4,34	0,37	Presente	–
Rio Anhumas (AN)	22°38'47,55"S, 51°26'43,54"O	Lótico	24,5	2,77	0,23	Presente	–

drão, L_S, 0,1 cm), pesados (W_T, 0,1 g) e dissecados para identificação sexual a partir da observação macroscópica de gônadas, que também foram pesadas (W_G, 0,01 g). Os estágios do desenvolvimento gonadal foram definidos como: 1) desenvolvimento (amadurecimento), indivíduos que iniciam desenvolvimento gonadal, mas não estão preparados para gerar gametas; 2) adultos capazes de gerar gametas (amadurecidos), prontos para reprodução; 3) regressão (gasto), após a fase de desova; 4) regeneração (em repouso), sexualmente maduros, mas reprodutivamente inativos (Vazzoler 1996; Brown-Peterson et al. 2011).

Análise de dados

A captura por unidade de esforço (CPUE) padronizou quantos peixes adultos foram capturados em 1.000 m^2 de rede por 12 horas de exposição. O método do qui-quadrado foi aplicado para avaliar a proporção sexual entre fêmeas e machos (χ^2, $\alpha<0,05$).

O comprimento padrão mínimo na maturidade foi determinado de acordo com o comprimento de primeira maturação como o menor tamanho onde ocorrem indivíduos em estádio avançado de maturação gonadal, de acordo com Sato e Godinho (1988). O índice gonadossomático (I_G) foi estabelecido para fêmeas e machos por estações seca e chuvosa com base na relação percentual entre o peso gonadal (W_G) e o peso total (W_T) para determinar o estado reprodutivo (I_G=100$W_G W_T$-1). O peso dos estômagos foi subtraído para não interferir nos valores desse índice. Os valores médios do índice gonadossomático para as fêmeas em estádios capazes de desova nas duas estações (seca e chuvosa) foram comparados com o teste não paramétrico de Mann-Whitney (α<0,05). O índice de atividade reprodutiva (I_R) foi estabelecido apenas para fêmeas e classificada como nula ($I_R \leq 2$), incipiente ($2 < I_R \leq 5$), moderada ($5 < I_R \leq 10$), intensa ($10 < I_R \leq 20$) e muito intensa ($I_R > 20$), de acordo com a fórmula (Agostinho et al. 1993), onde: N_i = número de indivíduos na unidade amostral i; n_i = número de indivíduos em reprodução na unidade amostral i; N_m = número de indivíduos na unidade amostral; n_m = número de indivíduos em reprodução na unidade amostral com o maior n; RGS_i = RGS média dos indivíduos em reprodução na unidade amostral i; RGS_e = maior valor individual do RGS; RGS = peso das gônadas*100/peso total.

$$I_R = \frac{\ln N_i \left(n_i / \Sigma n_i + n_i / N_i \right) \frac{RGS_i}{RGSe}}{\ln N_m \left(n_m / \Sigma n_i + 1 \right)} 100$$

As seguintes características reprodutivas foram obtidas a partir da literatura, a fim de complementar e comparar com os dados do presente estudo: comprimento padrão de primeira maturação de fêmeas e machos (Suzuki et al. 2004), guilda reprodutiva (Agostinho et al. 2007), período reprodutivo, tipo de desova, diâmetro dos oócitos maduros (Vazzoler 1996) e fecundidade absoluta de fêmeas (Vazzoler 1996; Suzuki et al. 2000; Marcucci et al. 2005; Bailly et al. 2011; Melo et al. 2017). Todos os estudos foram realizados na bacia do alto rio Paraná, ou seja, na área invadida.

Resultados

A maior captura por unidade de esforço foi apresentada por *A. osteomystax* no rio Anhumas durante a estação chuvosa, com baixa ou nenhuma captura nos demais locais (Tabela 2). *Serrasalmus marginatus* foi capturada essencialmente durante a estação chuvosa na maioria dos locais. A captura das demais espécies variou durante as estações e os locais de amostragem.

Em geral, as proporções sexuais foram maiores para as fêmeas nas amostras e, além de *S. marginatus* no rio Pirapozinho, *L. platymetopon* no rio Anhumas e *T. galeatus* em todos os locais, desviaram-se significativamente de 1F:1M (Tabela 3).

Tabela 2. Captura por unidade de esforço (CPUE) e comprimento padrão médio (cm) de espécies de peixes invasores na bacia do rio Paranapanema, sul do Brasil, entre agosto de 2014 e março de 2016. A variação representa o desvio padrão.

Espécies	L1		L2		PZ		AN	
	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa
S. marginatus								
n	3	8	0	3	0	3	0	8
CPUE	1,4	3,6	0	1,4	0	1,4	0	3,6
Comprimento médio	17,9 ± 4,2	18,7 ± 4,0	–	14,0 ± 8,2	–	16,8 ± 4,4	–	23,5 ± 3,8
Variação do comprimento	15,2–22,8	10,3–22,5	–	8,8–23,5	–	13,7–21,8	–	18,0–29,5
L. platymetopon								
n	21	42	16	8	3	2	48	27
CPUE	9,5	19,1	7,3	3,6	1,4	0,9	21,8	12,3
Comprimento médio	21,7 ± 2,7	22,6 ± 2,2	21,7 ± 1,8	21,1 ± 2,7	21,8 ± 2,9	20,8 ± 0,7	17,0 ± 2,5	21,5 ± 2,9
Variação do comprimento	15,3–25,2	18,3–26,5	18,3–24,7	17,5–25,5	19,8–25,2	20,3–21,3	13,4–22,3	16,0–25,7
O. eigenmanni								
n	1	5	0	4	0	0	8	7
CPUE	0,5	2,3	0	1,8	0	0	3,6	3,2
Comprimento médio	7,4	8,9 ± 0,6	–	7,4 ± 0,7	–	–	6,9 ± 0,4	7,6 ± 1,0
Variação do comprimento	–	8,0–9,5	–	6,6–8,2	–	–	6,4–7,4	6,5–9,0
A. osteomystax								
n	0	0	1	2	0	0	3	88
CPUE	0	0	0,5	0,9	0	0	1,4	40,0
Comprimento médio	–	–	19,4	22,0 ± 2,8	–	–	13,0 ± 0,9	16,8 ± 1,1
Variação do comprimento	–	–	–	20,0–24,0	–	–	12,0–13,7	14,5–19,6
T. galeatus								
n	15	52	9	34	0	16	5	8
CPUE	6,8	23,6	4,1	15,5	0	7,3	2,3	3,6
Comprimento médio	14,1 ± 1,3	14,6 ± 1.0	13,1 ± 1,0	14,1 ± 1,3	–	14,4 ± 1,3	14,1 ± 1,2	14,8 ± 1,6
Variação do comprimento	12,7–16,7	11,4–17,7	11,0–14,4	10,7–18,0	–	12,5–17,2	12,5–15,5	12,0–17,0

A maioria das espécies apresentou comprimento padrão mínimo na maturidade maior que o já registrado na literatura (Suzuki et al. 2004, tabelas 4, 5), exceto para *O. eigenmanni*, cujo comprimento padrão mínimo na maturidade é estimado pela primeira vez no presente trabalho.

As populações de *L. platymetopon* no rio Anhumas e *T. galeatus* na Lagoa 2 apresentaram fêmeas com maiores valores de I_G durante a estação chuvosa (teste de Mann-Whitney, $p<0,05$) (Tabela 3). Houve mais indivíduos com atividade reprodutiva muito intensa na Lagoa 1 (Tabela 3). *Trachelyopterus galeatus* teve atividade muito intensa na maioria dos locais (Lagoas 1 e 2 e rio Pirapozinho).

Os dados da literatura revelaram que *S. marginatus* tem o período reprodutivo mais longo (oito meses) (Vazzoler 1996, Tabela 4). Nenhuma das espécies estudadas realiza migração reprodutiva e todas possuem desova parcelada e sazonal. Além disso, *S. marginatus* e *L. platymetopon* possuem cuidado parental, enquanto em *A. osteomystax* e *T. galeatus* a fertilização é interna (Agostinho et al. 2007). *Loricariichthys platymetopon* tem o maior diâmetro de oócitos maduros dentre as espécies. Portanto, *S. marginatus* apresenta estratégia de vida intermediária entre Equilíbio e Sazonal; *L. platymetopon* apresenta estratégia de Equilíbrio; enquanto que *A. osteomystax* e *T. galeatus* apresentam estratégia Sazonal (Tabela 4).

Tabela 3. Valores de qui-quadrado (χ^2) aplicado à razão sexual, índice gonadossomático (I_G), resultado do teste de Mann-Whitney e índice de atividade reprodutiva (I_R) de peixes invasores na bacia do rio Paranapanema, sul do Brasil. $L_{S<adu}$, comprimento padrão mínimo na maturidade; *, indica diferença significativa entre estações seca e chuvosa. A variação fornecida representa o desvio padrão. '-' indica poucos valores para a análise.

Espécies	Local	Razão sexual	χ^2	I_G							I_R
				Fêmeas				Machos			Fêmeas
				$L_{S<adu}$	Seca	Chuvosa	Teste de Mann-Whitney	$L_{S<adu}$	Seca	Chuvosa	
S. marginatus	L1	2:1	7,44*	18,5	4,29 (±0,00)	4,21 (±1,39)	–	15,6	0,22 (±0,17)	0,40 (±0,27)	38,20 – muito intensa
	L2	2:1	11,11*	–	–	2,79 (±2,98)	–	–	–	0,48 (±0,00)	0,00 – nula
	PZ	1:2	11,11*	21,8	–	3,46 (±0,00)	–	15,0	–	0,66 (±0,35)	0,00 – nula
	AN	7:1	56,25*	18,0	–	6,94 (±2,60)	–	–	–	0,44 (±0,00)	62,78 – muito intensa
L. platymetopon	L1	2:1	5,67*	21,1	2,80 (±1,28)	3,54 (±2,63)	α=0,5208	20,7	0,18 (±0,06)	0,18 (±0,10)	26,49 – muito intensa
	L2	2:1	6,25*	22,5	0,86 (±0,32)	5,73 (±3,43)	α=0,0777	–	0,09 (±0,04)	0,25 (±0,16)	11,46 – muito intensa
	PZ	2:1	4,00*	20,3	1,58 (±0,00)	5,87 (±0,27)	–	–	0,09 (±0,02)	–	5,62 – moderada
	AN	1:1	1,44	19,3	0,93 (±1,29)	7,34 (±2,95)	α<0,0001*	19,5	0,10 (±0,06)	0,19 (±0,19)	10,55 – intensa
O. eigenmanni	L1	2:1	11,11*	8,6	–	6,79 (±6,39)	–	8,9	0,17 (±0,00)	1,42 (±0,00)	25,26 – muito intensa
	L2	3:1	25,00*	–	–	1,10 (±0,44)	–	–	–	0,85	2,61 – incipiente
	PZ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	AN	2:1	4,00*	7,4	0,72 (±0,23)	6,38 (±0,53)	α=0,0556	–	0,09 (±0,00)	1,69 (±1,19)	4,96 – incipiente
A. osteomystax	L1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	L2	3:0	100,00*	–	0,45 (±0,00)	1,57 (±0,10)	–	–	–	–	0,00 – nula
	PZ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	AN	6:1	51,02*	14,6	–	5,37 (±2,73)	–	14,5	0,11 (±0,09)	2,80 (±1,41)	19,25 – intensa
T. galeatus	L1	1:2	8,04*	12,7	3,89 (±2,04)	4,60 (±2,21)	α=0,6088	13,5	4,09 (±1,15)	4,90 (±2,71)	43,35 – muito intensa
	L2	1:1	0,49	12,7	1,30 (±1,58)	4,72 (±2,82)	α=0,0077*	14,0	0,98 (±0,98)	2,42 (±2,53)	30,33 – muito intensa
	PZ	1:1	0,00	12,5	–	6,19 (±1,14)	–	14,5	–	6,77 (±3,21)	36,47 – muito intensa
	AN	1:1	0,59	13,2	4,85 (±3,80)	4,92 (±1,97)	α>0,9999	14,5	0,52 (±0,003)	5,46 (±2,84)	15,13 – intensa

Discussão

Fêmeas em maiores razões sexuais, alto investimento reprodutivo, cuidado parental e/ou fertilização interna podem ser características biológicas responsáveis pelo sucesso no estabelecimento de peixes na bacia do alto rio Paraná. Além disso, enquanto algumas espécies exibem alto investimento reprodutivo, independentemente do tipo de habitat onde ocorrem (por exemplo, *T. galeatus* nas lagoas e no rio Pirapozinho), outras podem apresentar acentuada variação espacial (*S. marginatus* e *L. platymetopon*). Desse modo, corrobora-se a hipótese de que peixes não nativos variam o investimento reprodutivo em diferentes tipos de habitat.

Tabela 4. Características reprodutivas de espécies de peixes invasores baseadas em dados de litetatura. * indica espécie com poucos dados na literatura.

Espécies	Comprimento padrão de primeira maturação (cm)	Período reprodutivo	Guilda reprodutiva	Tipo de desova	Diâmetro de oócitos maduros (µm)	Fecundidade (número de oócitos)	Estratégia de história de vida	Referências para fecundidade
S. marginatus	Fêmea: 12,2 Macho: 11,5	De setembro a abril	Não migradora, fertilização externa, cuidado parental	Parcelada	1.816,3	Máxima: 752 Média: 584	Intermediária Equilíbrio/ Sazonal	Melo et al. (2017)
L. platymetopon	Fêmea: 15,7 Macho: 14,5	De outubro a março	Não migradora, fertilização externa, cuidado parental	Parcelada	3.197,1	Máxima: 1,451 Média: 962,1 Máxima: 850 Máxima: 1.594,6 Média: 663,95	Equilíbrio	Suzuki et al. (2000) Marcucci et al. (2005) Bailly et al. (2011)
O. eigenmanni	*	*	Não migradora, fertilização externa, sem cuidado parental	Parcelada	*	*	*	*
A. osteomystax	Fêmea: 15,3 Macho: 14,7	De setembro a novembro	Migradora de curta distância, fertilização	Parcelada	1.315,9	14.950	Sazonal	Vazzoler (1996)
T. galeatus	Fêmea F: 10,8 Macho: 11,3	De novembro a fevereiro	Migradora de curta distância, fertilização	Parcelada	1.615,3	10.330	Sazonal	Vazzoler (1996)

Ambientes lênticos criados pelo represamento, tais como as lagoas, podem facilitar a invasão de algumas espécies de peixes (Johnson et al. 2008). Muitas características biológicas associadas a espécies invasoras podem facilitar um processo de invasão biológica (Williamson e Fitter 1996; Sakai et al. 2001; Moyle e Marchetti 2006). Aquelas que se tornam invasoras, em geral apresentam indivíduos que se dispersam, sobrevivem, reproduzem em diferentes tipos de habitat e possuem extensa área de ocorrência em sua área de distribuição nativa (Blackburn et al. 2011). Além disso, certas características da área invadida podem aumentar a chance da invasão para uma certa espécie (invasibilidade), tais como a semelhança entre a área doadora e a receptora, o alto nível de perturbação humana (por exemplo, reservatórios), e a menor riqueza de espécies nativas na área invadida (Elton 1958; Moyle e Light 1996; Havel et al. 2005; Johnson et al. 2008). Ainda, as espécies alvo do presente estudo afetam negativamente as interações tróficas nesta região do rio Paranapanema (Garcia et al. 2018). Portanto, diante destas características é possível considerar *S. marginatus*, *L. platymetopon*, *O. eigenmanni*, *A. osteomystax* e *T. galeatus* como espécies invasoras na bacia do alto rio Paraná.

Essas espécies invadiram a bacia do alto rio Paraná após a inundação da barreira natural do Salto de Sete Quedas para o enchimento do reservatório de Itaipu em 1982 (Júlio Júnior et al. 2009; Vitule et al. 2012). Assim, além de possuir relativa semelhança com o alto Paraná (área receptora), a província ictiofaunística

do baixo rio Paraná (área doadora) é altamente modificada por reservatórios hidrelétricos (Agostinho et al. 2008, 2016). A alta abundância de *S. marginatus*, *L. platymetopon* e *T. galeatus* na planície de inundação do alto Paraná (Agostinho et al. 2004; Luiz et al. 2004) pode ser atribuída às características tanto do invasor (invasividade) como dos ambientes invadidos (invasibilidade) (Moyle e Marchetti 2006). Ainda, o rio Paranapanema possui a menor riqueza de espécies nativas de peixes dentre os grandes afluentes da bacia do alto Paraná (Agostinho et al. 1997), o que conferiria menor resistência biótica para esse rio. A presença de vegetação ripária nos ambientes lóticos contribui diretamente para o estabelecimento de *A. osteomystax* fornecendo coleópteros e insetos terrestres para consumo. Isso demonstra que ambientes preservados também fornecem janela de oportunidade para invasão (Garcia et al. 2018).

O ajuste reprodutivo é uma característica da história de vida necessária para a colonização e a estabilidade das espécies em diferentes habitats, visto que os colonizadores são capazes de variar de acordo com as novas condições do ambiente (Williamson e Fitter 1996; Moyle e Marchetti 2006). Após a colonização inicial, se as espécies introduzidas investem fortemente em atributos reprodutivos, podem tornar a população auto-sustentável, ou seja, estabelecida (Blackburn et al. 2011). As fêmeas de *L. platymetopon* apresentaram maiores valores de índice gonadossomático no rio Anhumas durante a estação chuvosa. Na bacia do rio Cuiabá (área nativa), as intensas enchentes estão correlacionadas com o desenvolvimento gonadal de espécies com cuidado parental (Bailly et al. 2008), tais como *S. marginatus* e *L. platymetopon*.

Em geral, as espécies generalistas têm grande área de distribuição e alta frequência de ocorrência em sua área nativa. Também pode ocorrer o mesmo quando tais espécies são introduzidas em novas áreas. Portanto, é comum que espécies com essas características autoecológicas se tornem invasoras quando introduzidas em novas áreas (Williamson e Fitter 1996; Sakai et al. 2001; Moyle e Marchetti 2006; Olden et al. 2006). Assim, após o estabelecimento em áreas lênticas, *S. marginatus* e *L. platymetopon* conseguiram colonizar ambientes lóticos. Enquanto a espécie de piranha nativa do alto Paraná *Serrasalmus maculatus* Kner, 1858 possui maior atividade reprodutiva apenas em ambientes lênticos (Agostinho e Júlio Jr 2002; Agostinho 2003), a invasora *S. marginatus* apresentou alto investimento reprodutivo tanto em habitat lêntico (Lagoa 1) quanto em lótico (rio Anhumas). Foram necessários seis anos após a introdução para que *S. marginatus* ultrapassasse *S. maculatus* em abundância na planície de inundação do alto rio Paraná, e desde então manteve sua dominância (Alves et al. 2017). Além disso, a ausência de captura de *S. marginatus* na estação seca sugere que a espécie não permanece todo seu ciclo de vida dentro dos locais amostrados. *Serrasalmus marginatus* possui estratégia de vida intermediária entre Equilíbrio e Sazonal (Winemiller e Rose 1992), com cuidado parental. A espécie constrói e cuida dos ninhos durante o período reprodutivo (Agostinho 2003), o que confere maior sobrevivência da prole.

O cuidado parental ou a fertilização interna (i.e., esperma depositado dentro do corpo da fêmea com gonopódio do macho) são características presentes em outras

espécies invasoras na bacia do alto Paraná (Agostinho e Júlio Jr 1999). Embora os peixes com qualquer estratégia de história de vida possam invadir, o sucesso na invasão é mais provável em espécies com cuidado parental (Marchetti et al. 2004b; Moyle e Marchetti 2006). Espécies com cuidado parental realizam desova parcelada por um longo período, tem baixa fecundidade e ovos grandes e adesivos (Vazzoler 1996). Essas espécies investem grande quantidade de energia por indivíduo em sua prole (Bailly et al. 2008). *Serrasalmus marginatus* é capaz de atacar um predador potencial para defender sua prole e defender um território (Agostinho 2003). Por outro lado, os machos de *L. platymetopon* carregam a massa de ovos sob a parte posterior do disco oral durante a incubação, sendo esta uma estratégia que aparentemente seria eficiente em ambientes com variações nas condições limnológicas e no nível da água, como em reservatórios (Marcucci et al. 2005). Dentre as espécies estudadas, *L. platymetopon* possui oócitos maduros com os maiores diâmetros (3.197,1 μm) (Vazzoler 1996). Apesar de espécies com cuidado parental ou fertilização interna possuírem menor fecundidade do que as demais espécies, em geral elas possuem maiores diâmetros de oócitos maduros (Vazzoler 1996; Suzuki et al. 2000). Essa característica confere ovos maiores que originam larvas mais desenvolvidas (precociais) no momento da primeira alimentação exógena (Balon 1984), e que eclodem em estágio de pós-flexão (Nakatani et al. 2001). Portanto, espécies não nativas com alta sobrevivência da prole, ou seja, que adotam a estratégia de Equilíbrio (Winemiller e Rose 1992), podem ter maior sucesso no estabelecimento de novos ambientes (Olden et al. 2006).

As características reprodutivas intrínsecas, como a atividade reprodutiva e o cuidado parental, podem ter beneficiado a colonização de diferentes tipos de habitat por *L. platymetopon* na bacia do alto rio Paraná. *Loricariichthys platymetopon* é capaz de apresentar alta abundância em todos os biótopos e sua atividade reprodutiva é considerada maior em habitat lêntico e semi-lótico (Dei Tós et al. 1997; Marcucci et al. 2005; Bailly et al. 2011). Neste estudo, *L. platymetopon* demonstrou que a estratégia de Equilíbrio, ou seja, com período prolongado de desova e cuidado com os ovos, é eficiente na colonização de todos os tipos de biótopos. Esse fato pode ser atribuído ao hábito de indivíduos em fases iniciais que se abrigam na vegetação aquática (Baumgartner et al. 1997). Esses ambientes oferecem maior disponibilidade de alimento e abrigo, bem como menores restrições no transporte dos ovos (Dei Tós et al. 1997; Bailly et al. 2011).

No reservatório de Rosana, as maiores capturas de espécies com fertilização interna são de *A. osteomystax* e *T. galeatus.* Outros representantes de Auchenipteridae e nativos do rio Paranapanema são o bocudinho *Tatia neivai* (Ihering, 1930) e o manduvê *Ageneiosus militaris* Valenciennes, 1835. As espécies invasoras tiveram suas abundâncias aumentadas no reservatório de Rosana e na planície de inundação do alto rio Paraná, especialmente em áreas lênticas e no reservatório de Itaipu (Suzuki et al. 2005). As fêmeas de Auchenipteridae fertilizadas transportam os oócitos maduros e espermatozóides antes da fertilização e da desova (Meisner et al. 2000). Assim, as fêmeas já estarão fertilizadas quando as condições ambientais forem adequadas para a desova (Pusey e Stewart 1989). Vale destacar que para es-

pécies com fertilização interna, as fêmeas uma vez fertilizadas não precisam mais dos machos e podem colonizar ambientes sozinhas. *Auchenipterus osteomystax* e *T. galeatus* geralmente protegem sua prole (Bailly et al. 2008), além de adotarem estratégia Sazonal (Winemiller e Rose 1992). Suas larvas apresentam desenvolvimento relativamente rápido e são bem desenvolvidas quando eclodem (Sanches et al. 1999; Bialetzki et al. 2001).

Auchenipterus osteomystax utiliza o rio Anhumas como área de reprodução. Dentre as demais espécies, *A. osteomystax* possui o período reprodutivo mais curto e a maior fecundidade registrada (Vazzoler 1996). Já *Trachelyopterus galeatus* apresentou atividade reprodutiva de intensa a muito intensa. Na área nativa, as enchentes são menos importantes para espécies com fertilização interna, e, portanto, não dependem de fatores ambientais para reproduzir (Bailly et al. 2008). Porém, a ocorrência de inundações parece ser crucial para a sobrevivência de juvenis das duas estratégias (cuidado parental e fecundação interna), porque tais inundações aumentam a chance de sobrevivência durante o desenvolvimento inicial (Bailly et al. 2008). A maior fecundidade de espécies que adotam a estratégia Sazonal confere vantagem na colonização tanto de áreas lóticas, como no caso de *A. osteomystax* no rio Anhumas, quanto em áreas lênticas, como *T. galeatus* nas lagoas.

As cinco espécies avaliadas possuem desova parcelada e sazonal (Vazzoler 1996; Nakatani et al. 2001; Orsi 2010). A desova de vários lotes por período reprodutivo (desenvolvimento oocitário sincrônico em mais de dois grupos) favorece o estabelecimento por aumentar a probabilidade de envolver uma janela de oportunidade em um ambiente variável (Agostinho et al. 2007). Assim, deve haver uma vantagem adaptativa na produção de vários grupos de oócitos sobre as espécies que produzem único grupo, uma vez que o primeiro grupo pode apresentar riscos devido a flutuações no nível da água (Lowe-McConnell 1999), como nas lagoas estudadas, cujo nível pode variar de acordo com o controle do nível do reservatório de Rosana. Desse modo, um segundo grupo de oócitos pode garantir a prole do período reprodutivo.

A baixa captura de *Ossancora eigenmanni* pode estar relacionada ao mesmo que ocorreu com a invertívora *Trachydoras paraguayensis* (Eingenmann & Ward, 1907) (Doradidae) (Tonella et al. 2018). No início da invasão, *T. paraguayensis* era abundante na planície do alto rio Paraná. Porém, ao longo dos anos houve uma queda drástica e não se manteve abundante. A disponibilidade de organismos bentônicos pode ter influenciado a queda de *T. paraguayensis* após a redução no aporte de nutriente e sedimento pelo reservatório de Porto Primavera, construída em 1998 (Tonella et al. 2018). Os reservatórios de Rosana e Taquaruçu são os últimos de uma sequência de 11 no canal principal e também podem não estar recebendo aporte de sedimento suficiente para manter populações abundantes de *O. eigenmanni*. Desse modo, apesar de *O. eigenmanni* ocorrer nas lagoas principalmente durante o período chuvoso, a maior abundância no rio Anhumas deve ser devido seu aporte de nutriente e sedimento.

Em resumo, não há um conjunto de características capazes de prever quais espécies de peixes terão sucesso na invasão (Moyle e Marchetti 2006). Contudo, tanto as

características biológicas (i.e., invasividade) quanto a área invadida (invasibilidade) podem facilitar o estabelecimento e a dispersão. O cuidado parental de *S. marginatus* (estratégia de história de vida intermediária Equilíbrio/Sazonal) e *L. platymetopon* (estratégia Equilíbrio), a fertilização interna de *A. osteomystax* e *T. galeatus* (estratégia Sazonal), proporção sexual tendendo para fêmeas, desova parcelada, oócitos grandes e adesivos, e maior fecundidade parecem ser características importantes para o estabelecimento e manutenção de populações abundantes. Além das características biológicas reprodutivas, outras características biológicas (como espinhos nas nadadeiras) podem prevenir ou interromper a eficiência dos predadores nessas espécies favorecendo seu estabelecimento. Portanto, características de vida de peixes invasores devem ser estudadas sob diferentes aspectos para entender seus efeitos potenciais sob a dinâmica populacional e assim se propor ações para se evitar novas introduções ou gerar medidas para controlar ou erradicar essas espécies. Por fim, sugerimos que essas espécies tenham sua pesca liberada e incentivada por órgãos responsáveis a fim de controlar as populações e minimizar seus impactos.

Agradecimentos

Os autores agradecem A. Casimiro, A. Costa, A. Souza, E. Santana e M. Yabu pela assistência durante as amostragens de campo; F. Jerep (MZUEL) pela ajuda na identificação dos espécimes; e Ana Maria Leal-Zanchet e revisores anônimos pelas sugestões. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. O trabalho também recebeu apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CPNq) (n. 455580/2014-6).

Referências

Abell R, Thieme ML, Revenga C, Bryer M, Kottelat M, Bogutskaya N, Coad B, Mandrak N, Balderas SC, Bussing W, Stiassny MLJ, Skelton P, Allen GR, Unmack P, Naseka A, Ng R, Sindorf N, Robertson J, Armijo E, Higgins JV, Heibel TJ, Wikramanayake E, Olson D, Ópez L, Reis HL, Lundberg RE, Sabaj JG, Perez MH, Petry P (2008) Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. Bioscience 58(5): 403–414. https://doi.org/10.1641/B580507

Agostinho CS (2003) Reproductive aspects of piranhas *Serrasalmus spilopleura* and *Serrasalmus marginatus* into the Upper Paraná River, Brazil. Brazilian Journal of Biology 63(1): 1–6. https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000100002

Agostinho AA, Júlio Jr HF (1999) Peixes da bacia do Alto rio Paraná. In: Lowe-McConnell RH (Ed.) Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 374–400.

Agostinho CS, Júlio Jr HF (2002) Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalmidae) into the Upper Paraná River, Brazil. Acta Scientiarum 24(2): 391–395.

Agostinho AA, Mendes VP, Suzuki HI, Canzi C (1993) Avaliação da atividade reprodutiva da comunidade de peixes dos primeiros quilômetros a jusante do reservatório de Itaipu. Revista Unimar 15(supl.): 175–189.

Agostinho AA, Júlio Jr HF, Gomes LC, Bini LM, Agostinho CS (1997) Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: Vazzoler AEAM (Ed.) A Planície de Inundação do Alto rio Paraná: Aspectos Físicos, Biológicos e Socioeconômicos. Eduem, Maringá, 178–208.

Agostinho AA, Gomes LC, Suzuki HI, Júlio Jr HF (2003) Migratory fishes of the Upper Paraná River Basin, Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A (Eds) Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status. World Fisheries Trust, The World Bank and The International Development Research Centre, Victoria, 19–89.

Agostinho AA, Bini LM, Gomes LC, Júlio Júnior HF, Pavanelli CS, Agostinho CS (2004) Fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (Eds) The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation. Backhuys Publishers, Leiden, 223–246.

Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM (2007) Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil. Eduem, Maringá, 501 pp.

Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: Impacts and management related to diversity and fisheries. Brazilian Journal of Biology 68(4): 1119–1132. https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500019

Agostinho AA, Gomes LC, Santos NCL, Ortega JCG, Pelicice FM (2016) Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. Fisheries Research 173(1): 26–36. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.006

Alves GHZ, Figueiredo BRS, Manetta GI, Sacramento PA, Tófoli RM, Benedito E (2017) Trophic segregation underlies the coexistence of two piranha species after the removal of a geographic barrier. Hydrobiologia 797(1): 57–68. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3159-6

Bailly D, Agostinho AA, Suzuki HI (2008) Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper Pantanal, Brazil. River Research and Applications 24(9): 1218–1229. https://doi.org/10.1002/rra.1147

Bailly D, Batista-Silva VF, Abelha MCF, Kashiwaki EAL, Fernandes CA, Carvalho ED (2011) Relative abundance and reproductive tactics of a Loricariidae species at Saraiva Lagoon, Ilha Grande National Park, MS-PR, Brazil. Biota Neotropica 11(3): 171–178. https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000300014

Balon EK (1984) Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In: Potts GW, Wootton RJ (Eds) Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press, London, 35–53.

Baumgartner G, Nakatani K, Makrakis MC, Baumgartner MST (1997) Some aspects of ecology of fish larvae in the floodplain of the high Paraná River, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia 14(3): 551–563. https://doi.org/10.1590/S0101-81751997000300005

Bialetzki A, Baumgartner G, Sanches PV, Galuch AV, Luvisuto MA, Nakatani K, Makrakis MC, Borges MEE (2001) Caracterização do desenvolvimento inicial de *Auchenipterus osteomystax* (Osteichthyes, Auchenipteridae) da bacia do rio Paraná, Brasil. Acta Scientiarum 23(2): 377–382.

Blackburn TM, Pysek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarosík V, Wilson JRU, Richardson DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution 26(7): 333–339. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023

Britski HA, Silimon KZS, Lopes BS (2007) Peixes do Pantanal: Manual de Identificação. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, 184 pp.

Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK (2011) A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. Marine and Coastal Fisheries 3(1): 52–70. https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724

Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology & Evolution 20(3): 1–110. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003

Dei Tós C, Agostinho AA, Suzuki HI (1997) Population structure and reproductive biology of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Pisces) in the Upper River Paraná. Brazilian Archives of Biology and Technology 40(4): 793–807. https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140052

Elton CS (1958) The Ecology of Invasions of Plants and Animals. Methuen, London, 196 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9

Garcia DAZ, Vidotto-Magnoni AP, Orsi ML (2018) Diet and feeding ecology of non-native fishes in lentic and lotic freshwater habitats. Aquatic Invasions 13(4): 565–573. https://doi.org/10.3391/ai.2018.13.4.13

García-Berthou E (2007) The characteristics of invasive fishes: What has been learned so far? Journal of Fish Biology 71: 33–55. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01668.x

Gozlan RE (2009) Biodiversity crisis and the introduction of non-native fish: Solutions, not scapegoats. Fish and Fisheries 10(1): 109–110. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00316.x

Gozlan RE, Britton JR, Cowx IG, Copp GH (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. Journal of Fish Biology 76(4): 751–786. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x

Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da Planície de Inundação do Alto Rio Paraná e Áreas Adjacentes. Eduem, Maringá, 241 pp.

Gutierre SMM, Vitule JRS, Freire CA, Prodocimo V (2014) Physiological tools to predict invasiveness and spread via estuarine bridges: Tolerance of Brazilian native and worldwide introduced freshwater fishes to increased salinity. Marine & Freshwater Research 65(5): 425–436. https://doi.org/10.1071/MF13161

Havel JE, Lee CE, Vander Zanden MJ (2005) Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? Bioscience 55(6): 518–525. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFIIL]2.0.CO;2

Johnson PTJ, Olden JD, Vander Zanden MJ (2008) Dam invaders: Impoudments facilitate biological invasions into freshwaters. Frontiers in Ecology and the Environment 6(7): 357–363. https://doi.org/10.1890/070156

Júlio Júnior HF, Dei Tós C, Agostinho AA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. Neotropical Ichthyology 7(4): 709–718. https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000400021

Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, Oberdorff T, Brosse S (2008) Fish invasions in the world's river systems: When natural processes are blurred by human activities. PLoS Biology 6(12): e28. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060028

Liermann NCR, Nilsson C, Robertson J, Ng RY (2012) Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. Bioscience 62(2): 539–548. https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.6.5

Lowe-McConnell RH (1999) Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 535 pp.

Luiz EA, Gaspar Da Luz KD, Costa RS, Latini JD, Júlio Júnior HF, Gomes LC (2004) Structure of the fish assemblage in biotopes and subsystems of the upper Paraná River Floodplain. In: Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE (Eds) Structure and Functioning of the Paraná River and its Floodplain. Eduem, Maringá, 117–124.

Marchetti MP, Light T, Moyle PB, Viers JH (2004a) Fish invasions in California watersheds: Testing hypotheses using landscape patterns. Ecological Applications 14(5): 1507–1525. https://doi.org/10.1890/03-5173

Marchetti MP, Moyle PB, Levine R (2004b) Invasive species profiling: Exploring the characteristics of exotic fishes across invasion stages in California. Freshwater Biology 49(5): 646–661. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01202.x

Marcucci KMI, Orsi ML, Shibatta OA (2005) Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, Médio rio Paranapanema. Iheringia. Série Zoologia 95(2): 197–203. https://doi.org/10.1590/S0073-47212005000200010

Meisner AD, Burns JR, Weitzman SH, Malabarba LR (2000) Morphology and histology of the male reproductive system in two species of internally inseminating South American catfishes, *Trachelyopterus lucenai* and *T. galeatus* (Teleostei: Auchenipteridae). Journal of Morphology 246(2): 131–141. https://doi.org/10.1002/1097-4687(200011)246:2<131::AID-JMOR7>3.0.CO;2-K

Melo GSR, Santana HS, Dei Tós C (2017) Ovarian histology and fecundity in the evaluation of the reproduction of the invasive species *Serrasalmus marginatus* (Characidae) on a neotropical floodplain. Acta Scientiarum 39(3): 339–347. https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v39i3.33021

Moyle PB, Light T (1996) Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. Biological Conservation 78(1–2): 149–161. https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00024-9

Moyle PB, Marchetti MP (2006) Predicting invasion success: Freshwater fishes in California as a model. Bioscience 56(6): 515–524. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[515:PISFFI]2.0.CO;2

Nakatani K, Agostinho AA, Baumgartner G, Bialetzki A, Sanches PV, Makrakis MC, Pavanelli CS (2001) Ovos e Larvas de Peixes de Água Doce: Desenvolvimento e Manual de Identificação. Eduem, Maringá, 378 pp.

Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. Science 308(5720): 405–408. https://doi.org/10.1126/science.1107887

Olden JD, Poff NL, Bestgen KR (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. Ecological Monographs 76(1): 25–40. https://doi.org/10.1890/05-0330

Olden JD, Kennard MJ, Leprieur F, Tedesco PA, Winemiller KO, García-Berthou E (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: Recent progress and future challenges. Diversity & Distributions 16(3): 496–513. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00655.x

Orsi ML (2010) Estratégias Reprodutivas de Peixes da Região Média Baixa do Rio Paranapanema, Reservatório de Capivara. Editora Edgard Blucher Ltda, São Paulo, 115 pp.

Ortega JCG, Júlio Jr HF, Gomes LC, Agostinho AA (2015) Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. Hydrobiologia 746(1): 147–158. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2025-z

Peterson DP, Fausch KD, White GC (2004) Population ecology of an invasion: Effects of brook trout on native cutthroat trout. Ecological Applications 14(3): 754–772. https://doi.org/10.1890/02-5395

Pusey BJ, Stewart T (1989) Internal fertilization in *Lepidogalaxias salamandroides* Mees (Pisces: Lepidogalaxiidae). Zoological Journal of the Linnean Society 97(1): 69–79. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1989.tb00554.x

Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 32(1): 305–332. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037

Sanches PV, Nakatani K, Bialetzki A (1999) Morphological description on the developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the Upper Paraná River. Revista Brasileira de Biologia 59(3): 429–438. https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000300007

Sato Y, Godinho HP (1988) A questão do tamanho de primeira maturação dos peixes de Três Marias, MG. Associação Mineira de Aquicultura (Ed.) Codevasf, Brasília, 93–94.

Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brundu G, Capinha C, Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jäger H, Kartesz J, Kenis M, Kreft H, Kühn I, Lenzner B, Liebhold A, Mosena A, Moser D, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy HE, Scalera R, Schindler S, Štajerová K, Tokarska-Guzik B, van Kleunen M, Walker K, Weigelt P, Yamanaka T, Essl F (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. Nature Communications 8(1): 1–14435. https://doi.org/10.1038/ncomms14435

Simberloff D, Rejmánek M (2011) Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press, California, 792 pp.

Suzuki HI, Agostinho AA, Winemiller KO (2000) Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná River, Brazil. Journal of Fish Biology 57(3): 791–807. https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1352

Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques EE, Lizama MAP, Inada P (2004) Reproductive ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (Eds) The Upper

Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation. Backhuys Publishers, Leiden, 271–291.

Suzuki HI, Bulla CK, Agostinho AA, Gomes LC (2005) Estratégias reprodutivas de assembléias de peixes em reservatórios. In: Rodrigues L, Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC (Eds) Biocenoses em Reservatórios: Padrões Espaciais e Temporais. Rima, São Carlos, 223–242.

Tonella LH, Fugi R, Vitorino Jr OB, Suzuki HI, Gomes LC, Agostinho AA (2018) Importance of feeding strategies on the long-term success of fish invasions. Hydrobiologia 817(1): 239–252. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3404-z

Vazzoler AEAM (1996) Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática. Eduem, Maringá, 169 pp.

Vitule JRS (2009) Introduction of fishes in Brazilian continental ecosystems: Review, comments and suggestions for actions against the almost invisible enemy. Neotropical Biology and Conservation 4(2): 111–122. https://doi.org/10.4013/nbc.2009.42.07

Vitule JRS, Freire CA, Simberloff D (2009) Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. Fish and Fisheries 10(1): 98–108. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00312.x

Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. Diversity & Distributions 18(2): 494–499. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x

Williamson MH, Fitter A (1996) The characters of successful invaders. Biological Conservation 78(1–2): 163–170. https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00025-0

Wilson JRU, Dormontt EE, Prentis PJ, Lowe AJ, Richardson DM (2009) Something in the way you move: Dispersal pathway affect invasion success. Trends in Ecology & Evolution 24(3): 136–144. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.007

Winemiller KO, Rose KA (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49(10): 2196–2218. https://doi.org/10.1139/f92-242